Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde

aus dem Staatlichen Museum für Naturkunde in Stuttgart

Stuttgart | 24. Oktober 1961 | Nr. 74

Beobachtungen am Panzer von *Testudo graeca* und *Testudo hermanni*

Von Karl Staesche, Stuttgart

Mit 27 Abbildungen

Bei der Bearbeitung fossiler Schildkröten, der der Verfasser seit nunmehr 35 Jahren obliegt, ergab sich oftmals die Notwendigkeit, rezentes Material zum Vergleich heranzuziehen, ohne daß die daran getroffenen Feststellungen mehr als nur kursorisch Erwähnung fanden. Wenn nun heute einmal einige Beobachtungen an rezenten Panzern gesondert vorgelegt werden, so geschieht dies nicht etwa in der Absicht, den Kollegen von der Zoologie ins Handwerk zu pfuschen. In der Tat ist diese Gefahr gering, da die rein formalen Beziehungen, von denen hier die Rede sein wird, nicht auf die Morphologie der rezenten Arten, sondern auf die Bedürfnisse der Paläontologie hin ausgewählt sind. Diese verfügt nur selten über hinreichend zahlreiche Exemplare einer Schildkrötenart, die es gestatten würden, den systematischen Wert der am Einzelpanzer festgestellten Merkmale zu prüfen. Die Durchmusterung von Reihen verwandter rezenter Arten kann hier ergänzend einspringen und der paläontologischen Aussage eine festere Grundlage schaffen.

Das gewählte Thema steht in Zusammenhang mit der im Gang befindlichen paläontologischen Untersuchung einiger Landschildkröten-Reste aus dem süddeutschen Jungtertiär, die der Gruppe der *Testudo antiqua* Bronn angehören. Diese Art, von H. G. Bronn 1831 aus dem obermiozänen Gips vom Hohenhöwen erstmalig beschrieben, wird von Glaessner (1933, S. 355—367) unter Zuziehung mehrerer, bis dahin als selbständig betrachteter Arten als zeitlich und räumlich weit verbreiteter Rassenkreis gedeutet und zum unmittelbaren Vorläufer der rezenten *Testudo graeca* L. und *Testudo hermanni* Gmelin erklärt. Da nun diese lebenden Arten und ihre geographischen Rassen in jüngster Zeit durch Arbeiten von Mertens (1946), Wermuth (1952, 1956, 1958) und beiden Autoren gemeinsam (1955, 1961) systematisch und nomenklatorisch neu definiert worden sind, ist es angezeigt, die tertiären Formen unter Berücksichtigung dieser Ergebnisse zu revidieren. Die vorliegende Mitteilung ist das einleitende Kapitel hierzu. Daß es selbständig erscheint, erklärt sich aus der leidigen Tatsache, daß es trotz intensiven Nachsuchens bisher nicht möglich war, die in den immer noch in Kisten verpackten Beständen der paläontologischen Sammlung unseres Stuttgarter Museums befindlichen fossilen Schildkrötenreste vollzählig wieder ans Licht zu bringen. Andererseits jedoch begrüßt der Verfasser die damit sich bietende Gelegenheit, seinem verehrten Museumsdirektor Professor Dr. Ernst Schüz zum 60. Geburtstag eine Studie über zoologische Objekte zu widmen, die dieser zum Teil auf seiner Persien-Reise 1956 selbst gesammelt hat (*Testudo graeca ibera* Pallas, bestimmt von Mertens; Schüz 1959, S. 13, 19).

Außer den Schildkröten der zoologischen Sammlung des Staatlichen Museums für Naturkunde in Stuttgart (Professor Schüz, Dr. Kleinschmidt) standen zur Verfügung die Bestände des Senckenberg-Museums in Frankfurt am Main (Professor Mertens, Dr. Klemmer) und des Zoologischen Museums Alexander Koenig in Bonn (Professor

Eisentraut, Dr. Buchholz). Den genannten Herren sei für die Erlaubnis zur Benützung der ihnen unterstehenden Sammlungen verbindlichst gedankt.

Die Zahl der untersuchten Panzer beträgt 55, und zwar 29 von *Testudo graeca*, 26 von *Testudo hermanni*. Unter diesen befanden sich allerdings nur 10 skelettierte (von den Hornschildern befreite) Exemplare, je 5 von jeder der beiden Arten. Doch ließ sich ein großer Teil der gewünschten Feststellungen auch an den noch mit Hornbedeckung versehenen Panzern treffen. Einzelbeobachtungen erlaubte zusätzlich das in Alkohol konservierte Material der drei Museen, namentlich das der hieran besonders reichen Sammlung des Senckenberg-Museums.

Zweck der Untersuchung war nicht, Abnormitäten festzustellen, die bei Schildkröten ziemlich häufig vorkommen und als „individuelle Abweichungen" seit Hermann von Meyer (1837 und 1867) immer wieder geschildert worden sind, sondern im Gegenteil ein möglichst klares Bild von der normalen Ausbildung zu gewinnen. Die Ergebnisse wurden in Tabellen zusammengestellt, die einen Überblick über die beachtliche Variabilität der beiden Arten gewähren und die als Vergleichsgrundlage für die Beurteilung der fossilen Schildkrötenreste gedacht sind. Die hier vorgelegte Darstellung ist die textliche Zusammenfassung einiger ausgewählter Abschnitte dieses Arbeitsmaterials, die vielleicht allgemeinerem Interesse begegnen. Wie zu erwarten, prägen sich in einzelnen Merkmalen des Panzers auch Geschlechtsunterschiede aus; doch gehen die folgenden Ausführungen darauf nicht ein, da Dr. Buchholz in Bonn sich zur Zeit mit dieser Frage befaßt. Seine Veröffentlichung hierüber steht in Bälde bevor.

Zur Terminologie des Schildkrötenpanzers

(Abb. 1 und 2)

Die den Panzer der Schildkröten zusammensetzenden Knochenplatten und die diese bedeckenden Hornschilder sind nicht kongruent; ihre Grenzen fallen nur gelegentlich und auch dann nur zum Teil zusammen. Zur Vermeidung von Mißverständnissen ist daher für die knöchernen und für die hornigen Elemente je eine besondere Reihe von Benennungen erforderlich. Man sollte meinen, daß eine solche doppelte Terminologie sich längst in allgemein verbindlicher Form herausgebildet hätte. Merkwürdigerweise ist dies jedoch nur für den Bauchpanzer (Plastron) erfolgt. Beim Rückenpanzer (Carapax) herrscht immer noch ein heilloses Durcheinander. Termini, die in einer Veröffentlichung Knochenplatten bezeichnen, findet man in einer anderen als Hornschilder wieder; mitunter verwendet ein Autor den gleichen Ausdruck sowohl für knöcherne wie für hornige Elemente. Fehlt dann noch die bestimmende Angabe (für knöcherne Teile: Platte; plate, bone; plaque; für hornige Teile: Schild, Schuppe, Scutum; shield, scale, scute; écaille, écusson), so ist, wie Carr in seinem lesenswerten Handbook of Turtles bedauernd schreibt, die Verwechslungsmöglichkeit beträchtlich, und in vielen Fällen ist sie voll ausgenützt worden (Carr 1952, S. 34). Auch aus der paläontologischen Literatur ließen sich groteske Beispiele hierfür anführen. Um dieser unerträglichen Situation ein Ende zu bereiten, empfiehlt Carr (1952, S. 35—39) unter Anlehnung an Stejneger eine „revidierte Terminologie". Sie zeichnet sich aus durch konsequente Durchführung des Prinzips, für die Knochenplatten von griechischen, für die Hornschilder von lateinischen Wortstämmen abgeleitete Namen zu verwenden, wie sich dies bei den Elementen des Plastrons seit langem bewährt hat. Bei diesen ist daher auch keine Änderung des Hergebrachten erforderlich. Beim Carapax werden einige Bezeichnungen fallen gelassen, deren doppelsinniger Gebrauch besonders häufig Verwirrung gestiftet hat (wie Costale und Nuchale); sie werden durch eindeutige, großenteils schon früher übliche (Pleurale, Laterale), einige wenige auch durch neugeschaffene (Proneurale, Praecentrale) Termini ersetzt. In Übereinstimmung mit der paläontologischen Literatur wird die Bezeichnung Marginalia auf die Hornschilder des Randes beschränkt; die entsprechenden Knochenplatten heißen Peri-

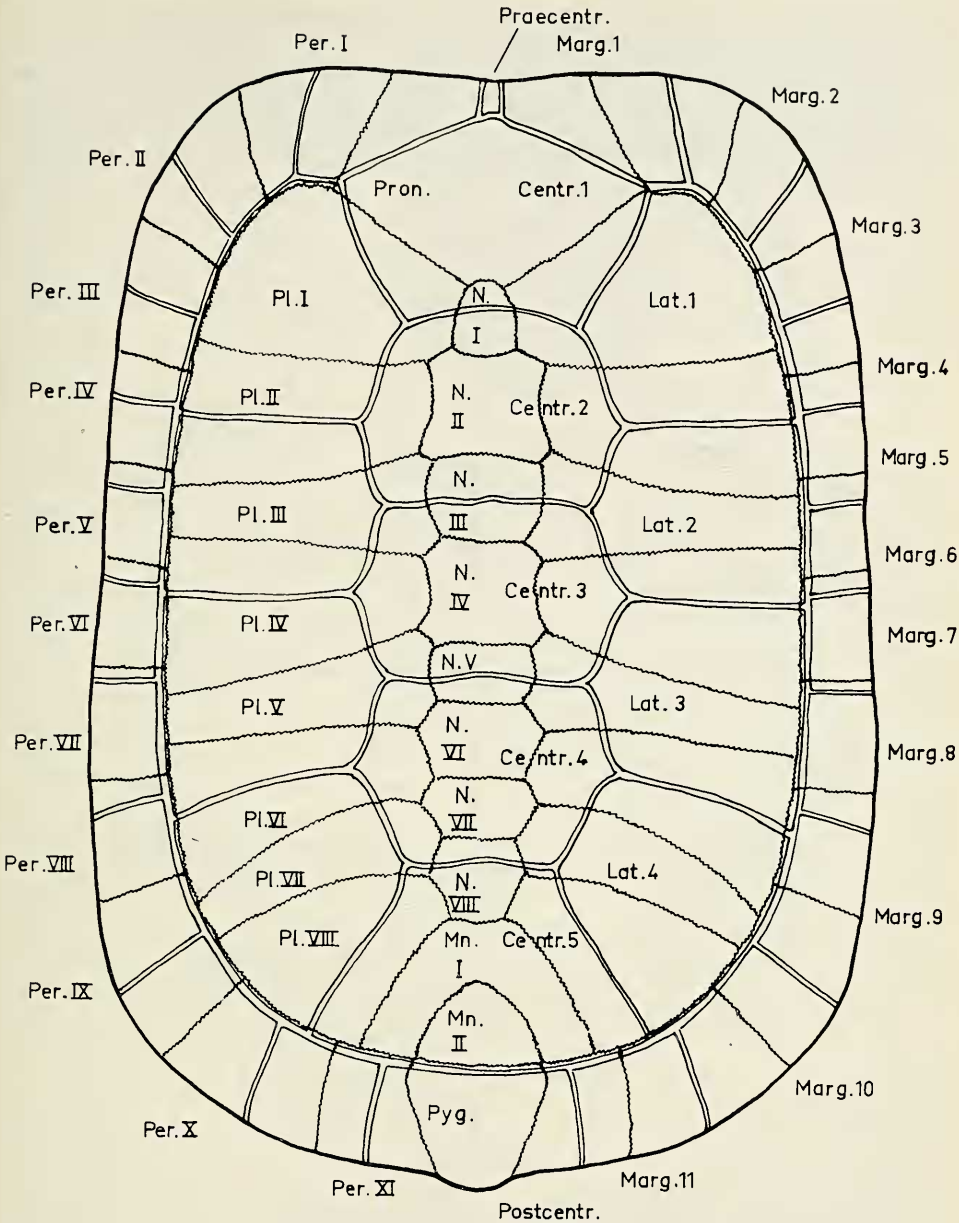


Abb. 1. Carapax von *Testudo* (schematisch).
Knochenplatten: Pron. = Proneurale, N = Neurale I—VIII, Mn. = Metaneurale I—II, Pyg. = Pygale, Pl. = Pleurale I—VIII, Per. = Peripherale I—XI. Hornschilder: Praecentr. = Praecentrale, Centr. = Centrale 1—5, Postcentr. = Postcentrale, Lat. = Laterale 1—4, Marg. = Marginale 1—11.

pheralia. Für die mediane Schilderreihe des Carapax, deren bisheriger Name Vertebralia Beziehungen zum Innenskelett vortäuschen könnte, wird der neutrale Ausdruck Centralia eingeführt, wodurch die Parallele zu der schon gebräuchlichen Bezeichnung Lateralia für die Seitenschilder (bisher mitunter noch, wie auch die Pleuralplatten, Costalia genannt) hergestellt wird. Die Vorzüge der CARRschen Terminologie sind so

offenkundig, daß sie sich über kurz oder lang wohl allgemein durchsetzen wird. Obgleich der Verfasser in seinen Veröffentlichungen von Anfang an gleichfalls eine doppelte Reihe eindeutiger Bezeichnungen verwendet hat, übernimmt er daher CARRS Vorschlag, allerdings mit einer Ausnahme, in der eine Verbesserung möglich und nützlich erscheint. Diese betrifft die Benennung der (einheitlichen oder mehrteiligen) Knochenplatte zwischen dem letzten Neurale und der hinteren medianen Platte des

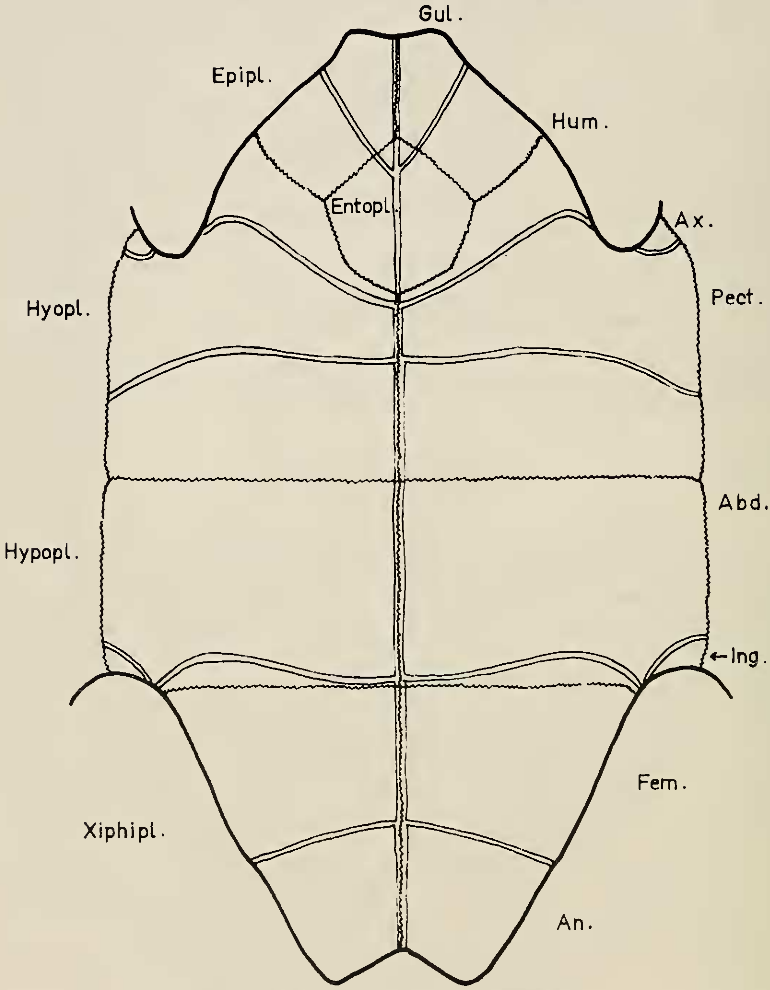


Abb. 2. Plastron von *Testudo* (schematisch).
Knochenplatten: Epipl. = Epiplastron, Entopl. = Entoplastron, Hyopl. = Hyoplastron, Hypopl. = Hypoplastron. Xiphipl. = Xiphiplastron. Hornschilder: Gul. = Gulare, Hum. = Humerale, Ax. = Axillare, Pect. = Pectorale, Abd. = Abdominale, Ing. = Inguinale, Fem. = Femorale, An. = Anale.

Randes, dem Pygale. Das bisher als Suprapygale oder Postneurale bekannte knöcherne Element wird von CARR (1952, S. 36) in Epipygale (mit griechischer Vorsilbe) umbenannt. Aus folgenden Gründen halte ich die Bezeichnung Metaneurale (gleichfalls mit griechischer Vorsilbe) für treffender: Die Beziehungen dieses Knochens zur Neuralen-Reihe sind zweifellos enger als die zum Pygale, das nur eine Randplatte ist und als unpaariger Schlußstein den Kranz der paarigen Peripheralia am hinteren

Ende des Panzers zusammenfaßt. In der Metaneural-Region tritt dagegen in Sonderfällen noch ein IX. oder gar X. Neurale auf, das mit den Wirbelkörpern in gleicher Weise verbunden ist, wie die Platten der davor gelegenen Reihe. Das macht doch wohl wahrscheinlich, daß den echten Neuralen homologe Bildungen auch im Normalfall am Aufbau der Metaneuralplatte (bzw. -platten) beteiligt sind. Die Vorsilbe meta ist für dieses Verhältnis besonders angemessen, da sie nicht nur die räumliche Lage (hinter), sondern auch den Begriff der Umwandlung (wie in Metamorphose) beinhaltet. Wenn sodann für die bisherige Nuchalplatte, die gleichfalls gelegentlich mit 1—2 Wirbeln verbunden ist, der Name Proneurale geprägt wird, so verdient auch aus Gründen terminologischer Symmetrie die Bezeichnung Metaneurale dem beziehungslosen Ausdruck Epipygale gegenüber den Vorzug. Und schließlich macht es Carr selbst uns leicht, ihm in diesem einen Punkt nicht zu folgen, indem er zwar im Text (1952, S. 36), sprachlich folgerichtig, die Umbenennung in Epipygale vollzieht, in der Abbildung aber (S. 38, Fig. 2 C) wieder das alte lateinisch-griechische Mischwort Suprapygale einsetzt.

In den Abbildungen 1 und 2, die schematisch den Panzer einer *Testudo* darstellen, sind die Bezeichnungen der Carrschen Terminologie unter Berücksichtigung der soeben begründeten Änderung eingetragen, und zwar finden sich die Namen der (durch gezackte Linie begrenzten) Knochenplatten jeweils in der linken, die der (mit doppelten Konturen umrandeten) Hornschilder in der rechten Hälfte der Skizzen. Die eingezeichneten Platten und Schilder können als die Normalausstattung des Schildkrötenpanzers gelten; sie ist bei einigen Gruppen durch Ausfallen gewisser Teile (z. B. der Randplatten bei Trionychiern) vereinfacht, bei anderen durch zusätzliche Elemente kompliziert. Diese letzteren seien der Vollständigkeit halber hier aufgeführt. Bei manchen Formen schiebt sich im Bauchpanzer zwischen die Hyo- und Hypoplastra ein Paar von Knochenplatten ein, die Mesoplastra; sie sind bei rezenten Pleurodiren auf die seitliche Region beschränkt, können bei fossilen Arten aber in der Medianlinie aneinanderstoßen. Bei der Trias-Schildkröte *Proterochersis* sind sogar 2 Paare von Mesoplastren entwickelt. Supramarginalschilder (zwischen Lateral- und Marginalschildern) finden sich bei primitiven fossilen Formen und rezent bei der Chelydriden-Gattung *Macroclemys*. Inframarginalia (Hornschilder zwischen den Marginalia und den Schildern des Plastrons) treten in geschlossener Reihe bei Meerschildkröten auf; bei *Testudo* entsprechen ihnen das Axillar- und Inguinal-Schild am Grund der für die Vorder- und Hinterextremität bestimmten Ausschnitte des Bauchpanzers. Ein unpaares medianes Schild am Vorderende des Plastrons (zwischen den Gularschildern) wird als Intergulare, ein entsprechendes am Hinterende (zwischen den Analschildern) als Interanale bezeichnet.

An allgemeinen Begriffen führt Carr für die Hornschilder den Terminus lamina (plur. laminae) ein, nicht ganz folgerichtig, da er für die Knochenplatten bei dem Vulgärwort bone oder bony plate verbleibt, statt die in diesem Fall zur Verfügung stehende Bezeichnung os (plur. ossa) aufzugreifen. Wenn aber schon ein lateinischer Ausdruck für „das Hornschild" gewählt werden sollte, dann hätte sich das namentlich in der älteren Literatur bereits gängige scutum empfohlen, um so mehr, als die speziellen Termini (Laterale, Marginale, Gulare usw.) in der Form des Neutrums gebildet sind und somit auch ein Neutrum als Hauptwort voraussetzen. Die Bezeichnung Sutur ist, in Übereinstimmung mit dem Gebrauch in der Anatomie, für die Grenzlinien der Knochenplatten zu reservieren; im Deutschen haben wir hierfür noch den gleichbedeutenden Ausdruck Naht (Knochennaht). Die Grenzen der Hornschilder hingegen nennt Carr seam (Saum), den Eindruck, den sie auf der Knochenunterlage hinterlassen, sulcus oder furrow. Wir werden wohl im allgemeinen mit dem Wort Schildergrenze auskommen; wenn deren Ausprägung auf dem knöchernen Panzer als solche besonders hervorgehoben werden muß, bieten sich Grenzfurche oder Grenzeindruck an.

Zum Schluß dieses Abschnitts noch ein Hinweis. Seit Jahrzehnten werden in zahlreichen paläontologischen Schildkröten-Arbeiten (z. B. von von Ammon, Hummel, von Reinach, Roger, Szalai und dem Verfasser) die Knochenplatten mit römischen, die Hornschilder mit arabischen Zahlen numeriert, also Neurale VII, Peripherale IX, aber Laterale 3, Marginale 11. Umgekehrt wäre es einfacher, da Neural- und Pleuralplatten in größerer Zahl entwickelt zu sein pflegen als Central- und Lateralschilder. Die bestehende Übung kommt aber der Rezent-Zoologie entgegen, die es hauptsächlich mit Hornschildern zu tun hat und sich wohl kaum bereit finden ließe, bei deren Numerierung zu den etwas schwerfälligen römischen Zahlen überzugehen. Es ist zu wünschen, daß auch diese unterschiedliche Bezifferung sich mehr und mehr einbürgert; als mechanisches Hilfsmittel erleichtert sie dem Nichtspezialisten das Vertrautwerden mit einer notgedrungen etwas komplexen Terminologie.

Die Proportionen des Panzers

Vorbemerkung. Sämtliche Maße wurden mit der Schublehre ermittelt, und zwar die Länge in der Medianlinie, die Breite in der Mitte des Panzers (Mitte des 3. Centralschilds), ohne Rücksicht auf weiter ausgreifende Teile wie die hinteren Spitzen des Plastrons oder ein Ausladen des Randes in der hinteren Hälfte des Carapax. Der Grund hierfür liegt darin, daß derartige Vorsprünge offensichtlich erheblichen individuellen Schwankungen unterworfen sind, daß daher die in der Mitte genommenen Maße, trotz ebenfalls beachtlicher Variabilität, doch die bessere Vergleichsmöglichkeit bieten. Zudem sind an fossilen Panzern die vorragenden Spitzen oftmals ganz oder teilweise abgebrochen; die maximale Länge und Breite lassen sich also in diesen Fällen nicht mit der wünschenswerten Genauigkeit feststellen. Nur unter besonders günstigen Erhaltungsbedingungen finden sich sodann bei fossilem Material Carapax und Plastron in ungestörtem Zusammenhang; wenn sie nicht überhaupt gänzlich voneinander getrennt sind, ist gewöhnlich der Bauchpanzer in den Rückenpanzer hineingequetscht, wobei die Bruchlinie zwischen beiden meist an die Umbiegungsstelle der Brückenperipheralen (der Carapax und Plastron verbindenden Randplatten III—VII) zu liegen kommt. Das übliche Maß für die Panzerhöhe (von der Unterseite des Plastrons bis zum höchsten Punkt des Carapax) versagt also bei Fossilfunden. Einen Ersatz bietet die Höhe über der Brückenkante, die daher, um vergleichbare Angaben zu erhalten, auch an den rezenten Stücken gemessen wurde. Die im folgenden genannten absoluten und Prozentzahlen beruhen auf in der angegebenen Weise gewonnenen Werten.

Es ist bekannt, daß sich die Proportionen des Schildkrötenpanzers im Laufe der individuellen Entwicklung ändern; jugendliche Stücke sind gewöhnlich breiter als erwachsene. Sowohl innerhalb einer Art wie auch bei verschiedenen Arten dürfen wir daher nur etwa gleichalterige Exemplare miteinander vergleichen. Um den Formwandel zahlenmäßig zu erfassen, wurden die Panzer nach der Carapaxlänge in vier Größenklassen geordnet: bis 10 cm (juvenil), 10—15 cm (klein), 15—20 cm (groß) und über 20 cm (sehr groß). Dies ist allerdings nur eine schematische und keine natürliche Gruppierung, für die vielmehr organisch bedingte Einschnitte zugrunde zu legen wären. Auch reicht für eine echte variationsstatistische Untersuchung das Material bei weitem nicht aus. Können die Messungen somit auch kein endgültig abgerundetes Bild geben, so spiegeln sie doch in großen Zügen die oben angedeutete Tendenz wider, wobei Überschneidungen bei benachbarten Größenklassen ebenso selbstverständlich sind wie das Vorkommen einzelner gänzlich aus der Reihe fallender Exemplare.

Bei einer Gegenüberstellung der Maße von *Testudo hermanni* und *Testudo graeca* sehen wir, daß die erstgenannte Art in sämtlichen Größenklassen verhältnismäßig breiter ist als die letztere, daß der Unterschied sich aber mit zunehmender Größe verringert. Bei jugendlichen und kleinen Exemplaren von *T. hermanni* beträgt die Breite 78—84,5% der Carapaxlänge, bei entsprechenden Stücken von *T. graeca* 73,5 bis 81,5%. Bei großen und sehr großen Panzern lauten diese Werte: *T. hermanni* 71,4—78,4% (von einem Extremwert mit 82,4% abgesehen), *T. graeca* 68—78,3%. *T. hermanni* streckt sich also beim Wachstum in stärkerem Maße als *T. graeca*.

Die relative Höhe (über der Brückenkante) ist bei beiden Arten nicht wesentlich verschieden, wie die folgenden Zahlen zeigen:

	T. hermanni		*T. graeca*	
Carapaxlänge	< 15 cm	> 15 cm	< 15 cm	> 15 cm
Höhe in % der Länge	38,7—42,6	38,9—44,2	34 —42,5	37,6—42,7
Höhe in % der Breite	47,1—55,4	47,7—59,4	42,9—55,3	50 —57,1

Unter den jugendlichen und kleinen Exemplaren bis 15 cm Länge sind bei *T. graeca* flachere Formen vertreten als bei *T. hermanni,* während die Höchstwerte für beide Arten gleich sind. Bei den großen und sehr großen Panzern über 15 cm Länge sind dagegen für *T. graeca* keine auffallend geringen Wölbungszahlen mehr zu verzeichnen, doch bleiben die Höchstwerte etwas hinter den an *T. hermanni* festgestellten zurück. Im Durchschnitt ist die Zunahme der relativen Höhe mit wachsender Panzergröße bei beiden Arten gering; sie ist bei *T. graeca* etwas deutlicher als bei *T. hermanni.*

Für die Unterscheidung von *T. graeca graeca* L. und *T. graeca ibera* Pallas geben die von mir ermittelten Zahlen keine sicheren Anhaltspunkte, da die Werte für die relative Breite wie für die relative Höhe bei beiden Unterarten innerhalb der gleichen Grenzen liegen. Doch sind unter den breiteren Formen anteilmäßig mehr Exemplare von *T. gr. ibera*, unter den stärker gewölbten mehr von *T. gr. graeca* vertreten. Im Durchschnitt ist also *T. gr. graeca* ein wenig schmaler und höher als *T. gr. ibera.* Zu der gleichen Feststellung kommt bereits MERTENS in einer eingehenden Untersuchung des Formenkreises der *T. graeca* (1946, S. 112—113). Daß seine Formulierung bestimmter lautet als die hier vorgetragene, ist nicht etwa ein Widerspruch, sondern erklärt sich aus den, dem verschiedenen Zweck der Arbeiten entsprechend, verschieden gewählten Messungsverfahren (siehe Vorbemerkung).

Die Länge des Plastrons im Verhältnis zu der des Carapax zeigt bei vergleichbaren Exemplaren von *T. hermanni* und *T. graeca* keine Unterschiede; bei beiden Arten verringert sie sich etwas mit zunehmender Größe. Wesentlich auffälliger sind hier geschlechtsbedingte Divergenzen, auf die aber nicht eingegangen werden soll. Aus diesem Grund wird auch auf Anführung von Zahlen verzichtet.

Das Verwachsen der Suturen

Das Größenwachstum und die hierbei zu beobachtende Formänderung setzt eine gewisse Plastizität des Schildkrötenpanzers voraus, die durch dessen mosaikartigen Aufbau gegeben ist. Die Vergrößerung der Hornschale erfolgt durch Ablagerung einer neuen Schicht von Hornsubstanz an der Unterseite jedes einzelnen Schildes, die randlich allerseits, aber verschieden weit über die ältere Lage hinausragt. Es entstehen so exzentrische Anwachsstreifen, die wie Baumringe (und mit den auch für diese geltenden Einschränkungen) zur Feststellung des Lebensalters dienen könnten, wenn nicht die ältesten Schichten allmählich abgewetzt würden. Die Schilder verschmelzen also nicht, sondern stoßen entlang den Grenzlinien aneinander oder überdecken sich randlich ein wenig, was bei getrockneten Panzern infolge Schrumpfens des lebenden Gewebes zwischen Knochenunterlage und Horndecke noch deutlicher wird.

Die Knochenplatten dagegen, soweit sie nicht durch echte Fontanellen getrennt sind, verzahnen sich mit ineinandergreifenden Zacken entlang der Naht, die zunächst als offene Sutur noch keine feste Verbindung herstellt, nach Beendigung des Wachstums aber sich schließt und dann nur schwach oder überhaupt nicht mehr sichtbar ist. Dieses starre Verwachsen erfolgt nun nicht bei allen Nähten gleichzeitig, sondern bei den einen früher, bei anderen später. Das Endstadium, die einheitliche, völlig anchylosierte Knochenkapsel, wird offenbar nur von sehr alten Individuen erreicht. Gewöhnlich kommen die Tiere schon vorher um, und der Panzer zerfällt bei der Verwitterung entlang den noch nicht geschlossenen Suturen in mehr oder weniger große Teilstücke.

Bei juvenilen Panzern von *T. graeca* und *T. hermanni* sind die Platten des Discus (das sind die innerhalb des Kranzes der Peripheralen gelegenen Neural-, Metaneural- und Pleuralplatten) sowie das Proneurale miteinander durch offene Zackensutur verzahnt; das gleiche gilt für die Nähte zwischen den Peripheralplatten und die zwischen diesen und der Proneural- und der Pygalplatte. Die Verbindung der Pleuralplatten mit denen des Randes erfolgt dagegen durch die distalen Rippenenden, die über die zugehörigen Platten hinausragen, mit ihren Spitzen in entsprechende Gruben der Randplatten eingesenkt sind und an der Kante der Randplattengrube sich mit kurzen, ihnen entgegenwachsenden Knochenzacken verzahnen. Zwischen diesen Stellen ist der Distalrand der Pleuralia und der Proximalrand der Peripheralia glatt und zu einer stumpfen Kante zugeschärft, die ziemlich breite Fontanelle (bei drei Exemplaren von 80, 92 und 136 mm Länge beträgt ihre Breite 1—2 mm) mit zähem Ligament gefüllt. Erst in einem späteren Stadium greift die Zackenbildung von den freien Rippenenden und den Gruben der Randplatten aus auf die bisher glatten Kanten über und verwandelt die Fontanelle in eine offene Sutur. Dies ist an einem 148 mm langen Panzer von *Testudo graeca* erfolgt. Es entspricht also nicht ganz den tatsächlichen Verhältnissen, wenn die Insertion freier Rippenenden in Gruben der Peripheralplatten als typisches Merkmal der Emydiden angegeben wird im Gegensatz zu den Testudiniden, bei denen die Verbindung von Rand und Discus umgekehrt durch proximale, in die Pleuralplatten eindringende Vorsprünge der Peripheralplatten vermittelt werden soll (Glaessner 1933, S. 365). Dies kann leicht zu einer Mißdeutung isoliert gefundener jugendlicher Rippen- und Randplatten führen. In Wirklichkeit ist der Unterschied nur graduell und bedingt durch die besonderen Anforderungen, die der stark gewölbte ältere *Testudo*-Panzer an Festigkeit und Stabilität stellt.

Mit zunehmendem Alter verschmelzen je für sich die Suturen in der Mitte (gewöhnlich zwischen den II.—VI. Pleuralen und den zugehörigen Neuralen) und im hinteren Teil des Discus (das letzte oder die beiden letzten Neuralen, das Metaneurale und das VII. und VIII., gelegentlich auch schon das VI. Pleuralenpaar), während in der Vorderregion (Proneurale, I. Neurale, I. Pleuralen) und im gesamten Rand die Suturen vorerst noch offen bleiben. Diesen Zustand sehen wir an einem 233 mm langen Carapax von *T. graeca* aus Persien (Sammlung Schüz), der als Skelett gefunden wurde und von einem auf natürliche Weise verendeten Tier stammen dürfte. Wann diese zunächst partielle Anchylose einsetzt, läßt sich auf Grund des vorliegenden Materials nicht feststellen, da nicht alle Zwischengrößen als skelettierte Panzer zur Verfügung stehen. Wir werden wohl, wie beim Wachstum überhaupt, einen gewissen individuellen Spielraum in Rechnung setzen müssen, auch was die Grenzen der einzelnen Abschnitte angeht. Doch ist die Annahme naheliegend, daß mit Beginn der Verschmelzung zumindest keine erhebliche Größenzunahme mehr erfolgt, der Panzer also als ausgewachsen betrachtet werden darf. Für die Verschweißung der noch offenen Nähte steht dann die restliche Lebensdauer des Einzelindividuums zur Verfügung. Ein 256 mm langer Panzer, gleichfalls von Professor Schüz in Persien gesammelt, weist keine offenen Suturen mehr auf und dürfte daher wohl einem recht alten Tier angehört haben. Interessant wäre in diesem Zusammenhang ein Einblick in das von Mertens (1946) erwähnte Riesenexemplar aus Bulgarien (Senckenberg-Museum; Carapaxlänge 290 mm), doch können bei diesem einzigartigen Stück die Hornschilder selbstverständlich nicht entfernt werden.

Die Regionenbildung als erstes, wahrscheinlich ziemlich lang dauerndes Stadium der Anchylose macht verständlich, weshalb wir in fossilem Material oftmals statt ganzer Panzer die oben angeführten Teilstücke antreffen. Häufig finden sich einzelne Randplatten, vielfach auch das isolierte Proneurale und das I. Pleurale. Zusammenhängende Panzerteile dagegen gehören gewöhnlich der Mittel- oder Hinterpartie an. Als Beispiel sei auf das Obermiozän (Sarmat) von Steinheim im Albuch hingewiesen; vom Rückenpanzer der dort vorkommenden *Testudo* kennen wir außer Einzelplatten

bisher nur den hinteren Teil, diesen aber in mehreren Exemplaren. Der Zerfall des Panzers entlang vorgezeichneten Linien entspricht somit dem, was die Beobachtungen an rezenten Stücken erwarten lassen.

Das juvenile Plastron von *T. graeca* und *T. hermanni* besitzt eine Fontanelle mit glatten, zugeschärften Plattenrändern an der Medianlinie im hinteren Teil der Hyo- und im vorderen Teil der Hypoplastra. Sämtliche anderen Nähte, auch die die Verbindung mit den Brückenperipheralen des Carapax herstellenden, sind als offene Zackensuturen ausgebildet. Bei der 148 mm langen *T. graeca* (Plastronlänge 120 mm) und einer 170 mm langen *T. hermanni* (Plastronlänge 132 mm) ist die Medianfontanelle bereits in eine zackige Sutur umgewandelt, eine Anchylose ist dagegen noch nicht erfolgt. Das gleiche ist allem Anschein nach auch noch bei dem 233 mm langen persischen Individuum *(T. graeca)* der Fall. Vom Bauchpanzer fand sich hier allerdings nur das linke Hyoplastron; dieses ist aber vollständig erhalten und zeigt ringsum die unversehrten Knochenzacken der offenen Suturen. Das Plastron ist also nach dem Tode des Tieres in seine Einzelteile zerfallen. Bei der 256 mm langen *T. graeca* aus Persien ist dagegen der Bauchpanzer mit Ausnahme der Xiphiplastra zu einer einheitlichen, mit dem Carapax fest verbundenen Knochenplatte verschmolzen. Die Suturen sind als feine Linien noch zu erkennen; wahrscheinlich sind sie bei der Verwitterung wieder deutlicher herausgearbeitet worden, eine Lockerung des Zusammenhalts ist aber dadurch nicht erfolgt. Die Xiphiplastra fehlen; selbst bei diesem Methusalem waren sie mit den Hypoplastren nur ligamentös verbunden, so daß sie bei der Verwesung abfielen.

Das ist nicht von ungefähr geschehen. Wir beobachten nämlich am Hinterrand der Hypoplastra dieses Stückes, daß er von einer gewöhnlichen offenen Sutur in Richtung auf ein echtes Scharniergelenk umgebildet worden ist. Die sich verzahnenden Zacken, die bei den verwachsenden und verwachsenen Suturen eine besonders feste Verbindung herstellen, fehlen; dafür ist die hintere dorsoventrale Querfläche der Hypoplastra mit schwach vorragenden, dünnen, netzartig anastomosierenden Knochenlamellen bedeckt. Diese zur Aufnahme eines Ligaments bestimmte Fläche zieht sich lateral an der Hinterseite der Inguinalfortsätze dorsalwärts hinauf und bildet hier die dreieckige Inguinalfläche, die wir in ähnlicher Form, aber anderer Lage bei der fossilen Gattung *Ptychogaster* kennen. Wird durch Muskelkontraktion der Hinterlappen des Plastrons angezogen, so wird der ventrale Teil des Ligaments gedehnt, der dorsale Teil, namentlich der zwischen den Inguinalflächen der Hypo- und Xiphiplastren befindliche, zusammengedrückt. Bei Erschlaffen des Muskelzugs wird infolge der Elastizität des Ligaments der Hinterlappen wieder in die normale Lage gebracht. Umgekehrt ist auch ein Abwärtsdrücken des Xiphiplastrons möglich, etwa beim Durchgang der Eier, mit nachfolgendem elastischem Zurückschnellen in die Ruhelage.

Leider lassen die spärlichen Beobachtungsmöglichkeiten nicht mit Sicherheit entscheiden, ob dieses Scharniergelenk bei *Testudo graeca*, wie es den Anschein hat, eine Erwerbung des älteren weiblichen Tieres ist. Die noch mit Hornschildern versehenen Panzer erlauben im allgemeinen keinen Einblick in diese Verhältnisse, so daß der größte Teil des Materials für ihre Beurteilung ausfällt. Glücklicherweise befinden sich unter den von Professor SCHÜZ aus Persien mitgebrachten Stücken auch die Panzer zweier noch lebend erbeuteter Tiere, eines Männchens von 224 und eines Weibchens von 234 mm Carapaxlänge, die entlang der Brücke aufgesägt wurden und so die Grenze von Hypo- gegen Xiphiplastron wenigstens an der Innenseite (Dorsalseite) des Plastrons dem Auge darbieten. Bei dem männlichen Stück stoßen Hypo- und Xiphiplastron längs einer noch nicht ganz geschlossenen, schwach wellig verlaufenden Naht direkt aneinander, bei dem weiblichen sind sie namentlich in den lateralen Partien durch eine ansehnliche Ligament-Einlagerung getrennt. Bei juvenilen Panzern und auch noch an dem 148 mm langen Exemplar ist die Naht zwischen Hypo- und Xiphiplastron als offene Zackensutur entwickelt. Diese Beobach-

tungen scheinen in die angedeutete Richtung zu weisen, doch stellen sie nur Stichproben dar, deren Verallgemeinerung nicht zulässig ist.

Am jugendlichen Panzer von *Testudo hermanni* einschließlich eines Exemplars von 136 mm Carapaxlänge ist die Hypo-Xiphiplastral-Naht eine offene Zackensutur, bei den nächstgrößeren Stücken, zwei Panzern von je 170 mm Carapaxlänge, ist sie in beiden Geschlechtern so gut wie geschlossen, aber noch nicht anchylosiert. Eine Ligament-Zwischenlage konnte bei *T. hermanni* in keinem Fall festgestellt oder wahrscheinlich gemacht werden. Es ist daher anzunehmen, daß der Plastron-Hinterlappen bei dieser Art unbeweglich ist.

Morphologische Einzelheiten

Leider erfahren wir aus der Literatur wenig über die Form der einzelnen Elemente des Schildkrötenpanzers, über den Verlauf der Knochensuturen und Hornschildergrenzen und über deren gegenseitige Lagebeziehungen. Soweit solche Angaben gemacht werden, sind sie teils nur allgemeiner Natur, teils beruhen sie auf Beobachtungen an einem oder an wenigen Einzelstücken, deren unwillkürliche Verallgemeinerung die Gefahr einer Überbewertung des geschilderten Merkmals, damit aber auch eines hiervon abweichenden Sachverhalts mit sich bringt. Bereits 1931 (S. 5) wies ich darauf hin, daß die S-förmige Krümmung am vorderen Ende der Grenzfurche zwischen dem 5. Central- und dem 4. Lateral-Schild, die von Reinach (1900, S. 11) als charakteristisch für *Testudo marginata* (und für seine, mit aus diesem Grund als *T. promarginata* bezeichnete neue Art aus dem Tertiär des Mainzer Beckens) ansah, auch bei anderen fossilen und rezenten Arten, darunter *T. graeca*, nicht eben selten anzutreffen sei. Um diese Angabe zu unterbauen, wurde bei den jetzt vorgenommenen Untersuchungen auch dieses Merkmal registriert. Es ergab sich, daß bei 37 der 55 erfaßten Panzer von *T. graeca* und *T. hermanni* die S-förmige Krümmung an beiden Seiten des letzten Centralschildes wohl entwickelt, bei 5 weiteren an einer Seite typisch, an der anderen undeutlich, bei abermals 5 beiderseits unscharf ausgebildet ist; nur bei 8 Exemplaren fehlt jede Andeutung der Krümmung. Diese kleine Statistik zeigt, wie unvollkommen wir selbst unsere verbreitetsten Arten kennen.

Die folgenden vier Beispiele sind unter einem entsprechenden Gesichtspunkt ausgewählt. Sie sollen nicht nur die Variabilität einiger Merkmale von *T. graeca* und *T. hermanni* illustrieren, sondern namentlich dartun, daß zum Teil den hier innerhalb einer Art festzustellenden Unterschieden bei morphologischer Beurteilung von Einzelexemplaren, wie sie in der Paläontologie vielfach allein möglich ist, durchaus spezifischer Rang beigemessen würde.

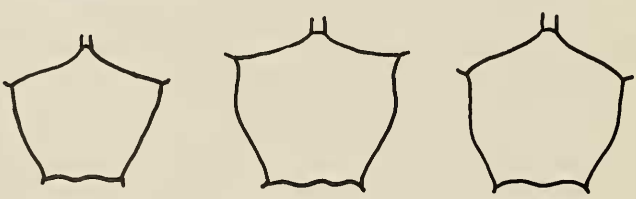


Abb. 3 Abb. 4 Abb. 5

Abb. 3—5. 1. Centralschild von *Testudo hermanni*.

Das 1. Centralschild (Abb. 3—11) ist in der Grundform ein Fünfeck mit vorn gelegener medianer Spitze. Bei *T. hermanni* ist es, wie auch die übrigen Centralschilder mit Ausnahme des letzten, in der Regel schmaler als bei *T. graeca* und erscheint im Umriß fast regelmäßig. Die Abwandlungen sind offenbar gering; sie beschränken sich bei sämtlichen untersuchten Exemplaren auf eine stärkere oder schwächere Krümmung der Seiten und ein weiteres oder weniger weites Vordringen der

vorderen Spitze (Abb. 3—5). Bei *T. graeca* ist das Fünfeck gewöhnlich in die Breite gezogen; ragt die Spitze nur schwach vor und sind die Seiten wenig geschwungen, so macht das Schild fast den Eindruck eines Trapezes (Abb. 6). Die Formen Abb. 7 und 8 entwickeln sich hieraus, analog dem für *T. hermanni* Geschilderten, durch Zunehmen der Seitenverbiegung und im Zusammenhang damit ein deutliches Vorschieben

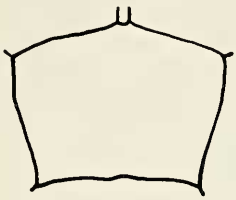


Abb. 6

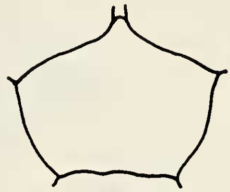


Abb. 7

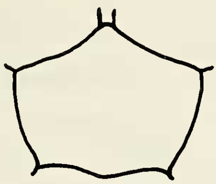


Abb. 8

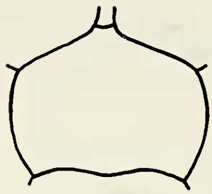


Abb. 9

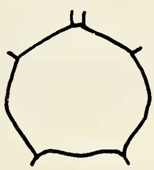


Abb. 10

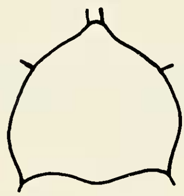


Abb. 11

Abb. 6—11. 1. Centralschild von *Testudo graeca ibera.*

der vorderen Spitze. Im Gegensatz hierzu stellen Abb. 10 und 11 einen völlig abweichenden Typus dar. Die Breite übertrifft die Länge nur unerheblich; die seitlichen Schildergrenzen sind, statt flach S-förmig geschwungen, einheitlich nach außen konvex, wodurch die größte Breite von den seitlichen Vorderecken weg rückwärts in oder hinter die Mitte des Schildes verlagert wird. Da diese Form des 1. Centrale immerhin bei 5 von 29 *Testudo graeca*-Panzern verwirklicht ist, handelt es sich nicht um eine zufällige Abnormität, und es unterliegt keinem Zweifel, daß wir bei Bearbeitung einer fossilen Population den Exemplaren mit rundlichem 1. Centralschild eine Sonderstellung einräumen würden, wenn nicht durch vermittelnde Formen ein Übergang erweisbar ist. Bei der rezenten *T. graeca* ist dies nun tatsächlich der Fall: 3 Stücke weisen ein 1. Centrale auf, wie es in Abb. 9 dargestellt ist. Im Verhältnis Breite zu Länge schließt es sich an die breite Form an; in der einheitlich konvexen Ausbeulung der seitlichen Grenzen und in der Lage der größten Breite (in der Mitte statt am Vorderende) gleicht es dagegen dem runden Typus. Eine systematische Bedeutung kann dem nur scheinbar grundsätzlichen Unterschied zwischen breitem und rundlichem 1. Centralschild somit nicht zukommen, was weiterhin dadurch bekräftigt wird, daß die Extreme nicht etwa für die Unterarten der rezenten *T. graeca* charakteristisch sind. Die Abb. 6—11 stammen sämtlich von Exemplaren der *T. graeca ibera.* Ein weiteres Rundschild wurde gleichfalls bei dieser Subspecies beobachtet, und je eines bei *T. graeca graeca* und an einem Panzer, dessen Fundort nicht bekannt ist, der

aber mit großer Wahrscheinlichkeit auch auf *T. gr. graeca* zu beziehen ist. Von den intermediären Schildern entsprechend Abb. 9 fand sich eines ebenfalls an einer wahrscheinlichen, eines an einer sicheren *T. gr. graeca,* bei der im übrigen, wie bei *T. gr. ibera,* die breite trapezoidische Form mit geschwungenen Seiten vorherrscht.

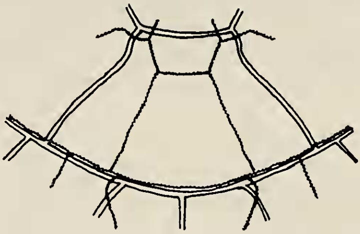


Abb. 12. Metaneural-Region von *Testudo hermanni.*

Die Knochennähte der Metaneural-Region (Abb. 12—17) konnten außer an den skelettierten Panzern noch an 2 weiteren *(T. graeca)* verfolgt werden, bei denen sie durch die dünne Hornauflage hindurchscheinen. Die Beobachtungsgrundlage, ins-

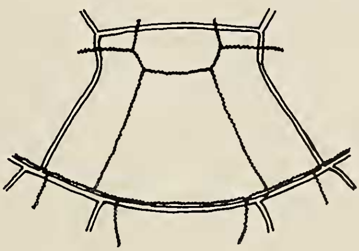


Abb.13

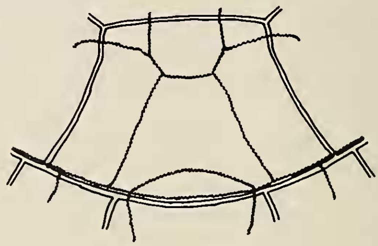


Abb.14

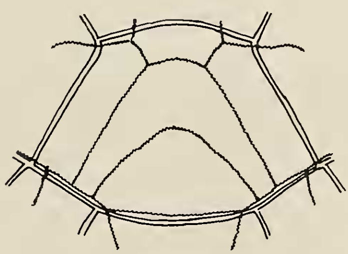


Abb.15

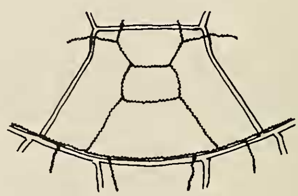


Abb.16

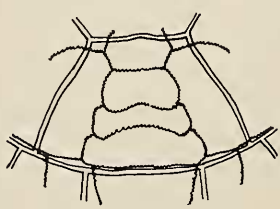


Abb.17

Abb. 13—17. Metaneural-Region von *Testudo graeca.*

gesamt 12 Exemplare, ist zwar für eine definitive Aussage zu knapp, doch verdienen die Feststellungen trotzdem ein gewisses Interesse. Bei sämtlichen 5 Panzern von *T. hermanni* ist eine einheitliche Metaneuralplatte entwickelt, die die Fläche zwischen dem letzten Neurale, dem letzten Pleuralen-Paar und den Randplatten ausfüllt (Abb. 12). Von den 7 Exemplaren von *T. graeca* zeigen 3 gleichfalls das einheitliche Metaneurale (Abb. 13). Bei den 4 restlichen ist es dagegen durch Suturen geteilt, wobei zwei verschiedene Wege eingeschlagen werden. An den Stücken Abb. 14 und 15 grenzt eine parabelförmige Sutur die hintere, II. Metaneuralplatte gegen das vordere, I. Metaneurale ab; dieses umfaßt seitlich die hintere Platte und erstreckt sich bis an den Rand (XI. Peripherale). Die Verbindung mit dem Pygale wird nur durch das II. Metaneurale hergestellt. Die Parabelnaht kann flacher oder stärker gekrümmt sein. In den in Abb. 16 und 17 dargestellten Fällen ist die Metaneuralregion dagegen durch Quersuturen in zwei bzw. drei Einzelplatten geteilt, von denen nur die hinterste an die Randplatten (Pygale und XI. Peripheralen) grenzt. Auch dieser so heterogenen Gestaltung können wir keine systematische Bedeutng beimessen; 6 von den 7 *Testudo-graeca*-Exemplaren gehören zur Subspecies *ibera*, nur das der Abb. 16 zugrundeliegende Stück, dessen Fundort nicht bekannt ist, ist wahrscheinlich als *T. gr. graeca* zu bestimmen. Es ist anzunehmen, daß das geteilte Metaneurale den ursprünglicheren Zustand darstellt, da wir auch bei der ungeteilten Platte, und zwar sowohl bei *T. hermanni* wie bei *T. graeca*, aus der Anordnung der Knochenbälkchen auf zwei getrennte Ossifikationszentren, ein vorderes und ein hinteres, schließen dürfen. Entsprechendes ist bei einheitlichen Knochen, die in einem phylogenetisch früheren Stadium durch zwei oder mehr selbständige Elemente vertreten waren, bekannt.

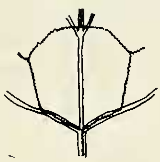


Abb. 18



Abb. 19

a b

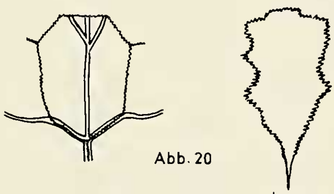


Abb. 20

a b

Abb. 18—20. Entoplastron von *Testudo hermanni*.
a Unter- (Ventral-) Seite, b Ober- (Dorsal-) Seite.

Im Bauchpanzer bietet uns das E n t o p l a s t r o n (Abb. 18—23) ein Beispiel für die labile Gestaltung der Teile des Schildkrötenpanzers. Es ist in der Grundform ein auf die Spitze gestelltes Siebeneck (diese Spitze hinten und folglich eine Seite vorn gelegen). Die größte Breite befindet sich zwischen den beiderseitigen Abgangsstellen der Epi-Hyoplastron-Suturen, etwa am Ende des vorderen Drittels der Platte. Durch Abrundung der vorderen Seitenecken kann der Vorderrand zu einem einheitlichen Bogen umgestaltet werden (Abb. 19 a), oder es bildet sich eine vordere mediane Spitze heraus, von der die Suturen geradlinig seitlich rückwärts zur Stelle der größten Breite ziehen (Abb. 23); in diesem Fall wandelt sich das Siebeneck in ein Sechseck um. Das

Verhältnis Länge zu Breite ist recht variabel und läßt, wenigstens an dem zur Verfügung stehenden Material, keine artliche Beziehung erkennen; breitere (Abb. 18, 22, 23) wie schmalere Formen (Abb. 19, 20, 21) finden wir sowohl bei *T. hermanni* wie bei *T. graeca*. Das in Abb. 20 wiedergegebene, stark in die Länge gezogene Entoplastron einer *T. hermanni* dürfte wohl einen Extremfall darstellen.

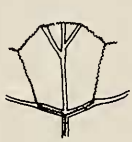


Abb.21

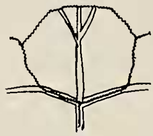


Abb.22

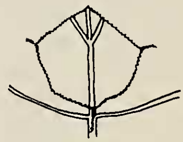


Abb.23

Abb. 21—23. Entoplastron von *Testudo graeca*, Unter- (Ventral-) Seite.

An zwei Panzern von *T. hermanni*, bei denen das Plastron vom Carapax gelöst ist, ist auch die Oberseite (Dorsalseite) des Entoplastrons der Beobachtung zugänglich (Abb. 19 b, 20 b). Der Vorderteil der Platte ist hier beträchtlich verkürzt, dafür läuft das Hinterende in einen langen, fast glatten Dorn aus, der sich median zwischen die Hyoplastra einschiebt. Im übrigen sind die Zacken der das Entoplastron begrenzenden Sutur auf der Dorsalfläche des Bauchpanzers erheblich länger und spitzer als auf der Unterfläche. Unterseite (a) und Oberseite (b) des Entoplastrons bieten also ein völlig verschiedenes Bild, was berücksichtigt werden muß, wenn bei Fossilfunden nur die Innenseite des Plastrons oder deren Abdruck (Steinkern) untersucht werden kann. Hierauf habe ich bereits bei anderer Gelegenheit hingewiesen (1931, S. 7—8). Übrigens verschieben sich mehr oder weniger auch die anderen Suturen beim Übergang von der Außen- zur Innenseite des Panzers, allerdings nicht in so ausgeprägtem Maße wie die Entoplastron-Naht.

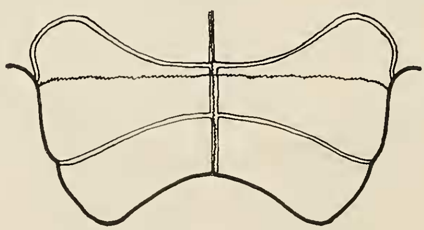


Abb.24

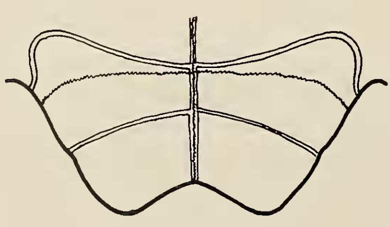


Abb.25

Abb. 24—25. Hinterlappen des Plastrons von *Testudo hermanni*.

Die Grenze zwischen den Humeral- und Pectoral-Schildern, die bei *Testudo* gewöhnlich hinter dem Entoplastron verlaufen soll (wie in Abb. 23), hat diese Lage nur bei 3 von den 10 skelettierten Panzern inne (2 *T. graeca*, 1 *T. hermanni*); bei den anderen 7 (3 *T. graeca*, 4 *T. hermanni*) fällt sie mit der hinteren Sutur des Entoplastrons zusammen (Abb. 18—22). Erfreulicherweise läßt sich das Verhältnis von Humeral-Pectoral-Grenze zum Entoplastron aber auch an der Mehrzahl der hornbedeckten Panzer teils sicher, teils mit Wahrscheinlichkeit erkennen; damit erhalten wir (einschließlich der skelettierten Exemplare) die folgenden Zahlen:

Humeral-Pectoral-Grenze	*T. graeca*	*T. hermanni*
auf Entoplastron-Naht	8	9
wahrscheinlich auf Entoplastron-Naht	2	4
hinter Entoplastron-Naht	6	4
wahrscheinlich hinter Entoplastron-Naht ...	4	2
zusammen Exemplare	20	19
nicht festzustellen	9	7

Soweit die Anzahl von 39 beurteilbaren Fällen (von insgesamt 55) eine Aussage erlaubt, finden wir die Humeral-Pectoral-Grenze somit bei *T. graeca* etwa gleich häufig, bei *T. hermanni* dagegen doppelt so oft auf der Entoplastron-Naht, wie hinter ihr. Für

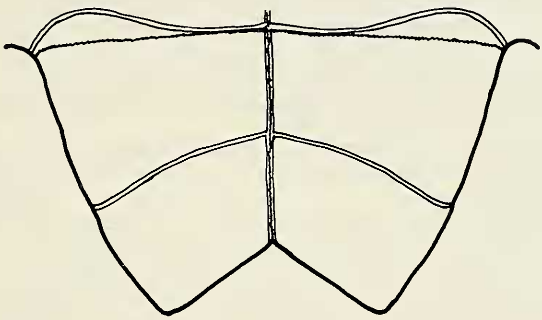


Abb. 26

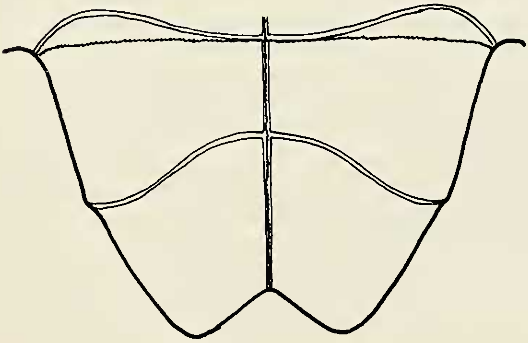


Abb. 27

Abb. 26—27. Hinterlappen des Plastrons von *Testudo graeca*.

das Einzelexemplar ist dieses Lageverhältnis also kein verläßliches Kennzeichen, bei umfangreicherem Material dürfte ihm aber doch eine gewisse statistische Bedeutung zukommen.

Zum Schluß noch einige Angaben über den Hinterlappen des Plastrons der beiden Arten (Abb. 24—27). Er ist bei *T. hermanni* (Abb. 24, 25) kürzer und im Verhältnis breiter als bei *T. graeca* (Abb. 26, 27). Die Vordergrenze der Femoralschilder ist sodann bei der Erstgenannten seitlich stärker nach vorn geschwungen als bei der Letzteren. Diese Merkmale sind an sämtlichen untersuchten Panzern in gleichsinniger Weise verwirklicht; es dürfte sich daher um echte Artunterschiede handeln, parallel den in der Literatur gewöhnlich aufgeführten. Dagegen kann die Form des Analausschnitts (der Einbiegung des Hinterrandes zwischen den seitlichen hinteren Spitzen der Xiphiplastra) nicht als spezifisch bewertet werden; wir finden breite (Abb. 24, 26) wie schmale (Abb. 25, 27) Buchten gleichermaßen bei *T. hermanni* wie bei *T. graeca*. Die wechselnde Gestaltung dieser Region gehört daher der individuellen Sphäre an.

Schrifttum

Boulenger, G. A.: Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians, and Crocodiles in the British Museum (Natural History). New edition. — X + 311 S., 6 Taf., 73 Textabb. London 1889.

Bronn, H. G.: *Testudo antiqua*, eine im Süßwasser-Gypse von Hohenhöwen untergegangene Art. — Nova Acta Acad. leop.-carol. Nat. Cur. 15, Teil 2, S. 201—216, 2 Taf. 1831.

Carr, A.: Handbook of Turtles. The Turtles of the United States, Canada, and Baja California. — 542 S., 82 Taf., 37 Textabb. Ithaca (N. Y.) 1952.

Cotte, J.: Indigénat de la tortue grecque en Provence. — Ann. Mus. Hist. nat. Marseille 22, Mém. 4, S. 83—93, 7 Textabb. Marseille 1930.

Glaessner, M. F.: Die Tertiärschildkröten Niederösterreichs. — Neues Jb. Min. usw., Beil.-Bd. 69, B, S. 353—387, 4 Taf., 2 Textabb. Stuttgart 1933.

Mertens, R.: Über einige mediterrane Schildkröten-Rassen. — Senckenbergiana 27, H. 4—6, S. 111 bis 118, 3 Textabb. Frankfurt a. M. 1946.

Mertens, R., & Wermuth, H.: Die rezenten Schildkröten, Krokodile und Brückenechsen. Eine kritische Liste der heute lebenden Arten und Rassen. — Zool. Jb., Abt. Syst., Ökol. u. Geogr. d. Tiere 83, H. 5, S. 323—440. Jena 1955.

Meyer, H. v.: Die Torfgebilde von Enkheim und Dürrheim, hauptsächlich in Rücksicht ihrer animalischen Einschlüsse. — Mus. senckenberg. 2, S. 49—102, 2 Taf. Frankfurt a. M. 1837.

— Individuelle Abweichungen bei *Testudo antiqua* und *Emys europaea*. — Palaeontographica 15, S. 201—221, 3 Taf. Cassel 1867.

Reinach, A. v.: Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken und in benachbarten, ungefähr gleichalterigen Ablagerungen. — Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. 28, S. 1—135, 44 Taf., 4 Textabb. Frankfurt a. M. 1900.

Schüz, E.: Die Vogelwelt des Südkaspischen Tieflandes. — Vogelwartebuch 6, 199 S., 10 Taf. mit 34 Abb., 2 Abb., 11 Karten u. 4 graph. Darst. im Text. Stuttgart 1959.

Siebenrock, F.: Synopsis der rezenten Schildkröten, mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. — Zool. Jb. Suppl. 10, H. 3, S. 427—618. Jena 1909.

Staesche, K.: Die Schildkröten des Steinheimer Beckens. A. Testudinidae. — Palaeontographica Suppl. 8, Teil II, A, S. 1—17, 4 Taf., 5 Textabb. Stuttgart 1931.

Wermuth, H.: *Testudo hermanni robertmertensi* n. subsp. und ihr Vorkommen in Spanien. — Senckenbergiana 33, H. 1—3, S. 157—164, 7 Textabb. Frankfurt a. M. 1952.

— Versuch der Deutung einiger bisher übersehener Schildkröten-Namen. — Zool. Beitr., N. F. 2, S. 399—423. Berlin 1956.

— Status und Nomenklatur der Maurischen Landschildkröte, *Testudo graeca*, in SW-Asien und NO-Afrika. — Senckenbergiana biol. 39, S. 149—153, 2 Taf. Frankfurt a. M. 1958.

Wermuth, H., & Mertens, R.: Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. — XXVI + 422 S., 271 Textabb. Jena 1961.

Anschrift des Verfassers: Dr. Karl Staesche, Stuttgart O, Archivstr. 3